湖南益阳小果油茶林小果油茶、油茶象和啮齿动物的相互作用

李志文*，孙寒松

（湖南农业大学昆虫研究所，植物病虫害生物学与防控湖南省重点实验室，长沙 410128）

摘要：【目的】油茶象 *Curculio chinensis* Chevrolat 是我国特有木本油料树种——小果油茶 *Camellia meiocarpa* Hu 的专性蛀果害虫，常导致大量落果。在本研究样地，啮齿动物对落果及果内象虫具强烈捕食作用。本研究旨在揭示小果油茶、油茶象和啮齿动物三者间复杂的相互作用及其行为机制，为油茶象科学防控提供理论依据。【方法】2013 年在湖南省益阳市赫山区小果油茶林于落果季节系统调查 6 161 个落果，检查油茶象寄生及啮齿动物捕食情况，并对果长、果径和壳厚进行了测量。用线性回归模型分析象蛀率与果径、壳厚和效费比以及油茶象死亡率与调查日期的相关性；用独立样本 *t* 检验分析啮齿动物捕食的象蛀落果与非象蛀落果大小差异性。【结果】象蛀落果 2013 年 7 月 2 日始至果实采收止，具明显高峰期，即同年 8 月 16 日至 8 月 23 日。啮齿动物捕食贯穿整个落果季节，其高峰期与象蛀落果高峰期一致。象蛀落果中 4 - 5 龄幼虫所占比例高达 85.5%。油茶象寄生率与果径不相关，与壳厚显著线性负相关，与效费比显著线性正相关。象蛀果实脱落越早，果实发育受限越重，油茶象幼虫死亡率越高。被啮齿动物捕食的油茶果实中，小果实占 76.9%，其种子被啮噬殆尽。啮齿动物对象蛀果实的捕食率为 24.0%，此类果实中，象蛀种子多破损，非象蛀种子几乎不被捕食。啮齿动物啮噬果实中，象蛀果实的果长和果径均显著大于非象蛀果实的。【结论】本研究明确了研究样地小果油茶落果、象蛀落果及啮齿动物捕食的时间格局。象虫蛀食导致果实发育正常生理活动受阻是油茶果实脱落的根本原因，不支持主动防御假说。油茶象产卵行为在果实大小与壳厚两种矛盾的选择压力间存在权衡，其本质可能是亲代雌虫繁殖力与后代幼虫适合度间的权衡。产卵时间格局通过影响寄主果实发育最终对后代幼虫适合度产生影响。研究样地中，啮齿动物能准确探测并捕食大果实中油茶象幼虫，是油茶象重要的天敌控制因子。

关键词：小果油茶；油茶象；啮齿动物；象蛀率；捕食率；效费比；繁殖力；适合度

中图分类号：Q968　　**文献标识码：**A　　**文章编号：**0454-6296(2016)10-1123-10

Interactions of *Camellia meiocarpa*, *Curculio chinensis* (Coleoptera: Curculionidae) and a rodent (Rodentia: Muridae) in oil tea (*Camellia meiocarpa*) farm in Yiyang, Hunan, South Central China

LI Zhi-Wen*, SUN Han-Song (Hunan Provincial Key Laboratory for Biology and Control of Plant Diseases and Insect Pests, Institute of Insect, Hunan Agricultural University, Changsha 410128, China)

Abstract:【Aim】The camellia weevil, *Curculio chinensis* Chevrolat, is an important pest attacking fruits of oil tea *Camellia*, an endemic genus to China, and causes tremendous fruit drop of its host plants. In the study area, the weevil larvae and its host (*Camellia meiocarpa*) fruits are strongly preyed by a rodent. To provide theoretical basis for scientific prevention and control of the weevil pest, we explored

基金项目：湖南省自然科学基金项目(2016JJ2067)；湖南省教育厅科学研究项目(15C0672)；湖南农业大学大学生科技创新基金项目(2016ZK24)

作者简介：李志文，男，1976 年 8 月生，湖南衡阳人，硕士，讲师，主要从事昆虫生态、害虫防治等方面的研究，E-mail：lizhw809718@aliyun.com

* 通讯作者 Corresponding author, E-mail：lizhw809718@aliyun.com

收稿日期 Received：2016-06-30；接受日期 Accepted：2016-09-14

the complicated interactions among *Camellia meiocarpa*, *Curculio chinensis* and the rodent, and their behavioral mechanisms. 【Methods】During the fruit drop season, 6 161 dropped fruits of *C. meiocarpa* were collected systematically from a farm in Heshan District, Yiyang City, Hunan Province, the damaged situation of each fruit caused by the weevil *C. chinensis* or the rodent was recorded, and the length, diameter and pericarp thickness of each fruit were also measured. The relationships between the weevil infestation rate and fruit traits such as the length, diameter and pericarp thickness of fruits as well as the correlation between the weevil mortality and the survey date were analyzed through linear regression, and the difference in fruit size between weevil-infested and non-weevil-infested fruits preyed by rodents was analyzed by independent samples *t* test. 【Results】The weevil-infested fruit drop started on July 2 and lasted till fruits were harvested, and the peak of weevil-infested fruit drop was from August 16 to August 23 in 2013. Rodent predation was throughout the fruit drop season, and its peak was as the same as that of the weevil-infested fruit drop. The percentage of the 4th – 5th instar larvae to the total number of weevil larvae in dropped fruits was 85.5%. There was no correlation between the weevil infestation rate and fruit diameter, and the weevil infestation rate had a significantly negative correlation with the pericarp thickness, but a significantly positive correlation with the benefit-cost ratio. The earlier the weevil infested fruits dropped, the heavier the fruit development was restricted, and the higher the weevil larval mortality was. The proportion of smaller fruits to the total number of rodent-preyed fruits was 76.9%, and all seeds in smaller fruits were depleted. The predation rate on weevil-infested fruits was 24.0%, and in these fruits, weevil-infested seeds were almost damaged by rodents, but most of non-weevil-infested seeds were not preyed. Of the rodent-preyed fruits, weevil-infested fruits were significantly larger than non-weevil-infested fruits in terms of fruit length and diameter. 【Conclusion】The temporal pattern of fruit drop, weevil-infested fruit drop and rodent predation of *C. meiocarpa* fruits were investigated in this study. The results do not support the hypothesis of active defense, and the primary cause of the early fruit drop is a breakdown in the normal physiological process of fruit development caused by the feeding of *C. chinensis* larvae. There may be a trade-off between fruit size and pericarp thickness, the two contradictory selective pressures during the oviposition of female adults. In fact, this trade off is that between the fertility of parental females and the fitness of offspring larvae. The temporal pattern of oviposition of parental female adults will ultimately affect the fitness of their offspring larvae through affecting fruit development of their host plant *C. meiocarpa*. In the study area the rodent is an important natural enemy for *C. chinensis*, and it can accurately detect and prey on the weevil larvae in bigger fruits.

Key words: *Camellia meiocarpa*; *Curculio chinensis*; rodent; weevil infestation rate; predation rate; benefit-cost ratio; fecundity; fitness

小果油茶 *Camellia meiocarpa* 系山茶科(Theaceae)山茶属 *Camella* 的灌木或小乔木,异花虫媒授粉(谢一青, 2015)。花期为 10 月下旬至 11 月中旬。硕果 10 月中、上旬成熟(周长富, 2013),每果种子数 1 ~ 10 个,平均 2.10 个(谢一青等, 2014)。为中国所特有,主要分布在中亚热带 600 m 以下的低海拔地区,如福建、江西、湖南、广西、贵州等地。适应性广,产量稳定,种子可榨油,是联合国粮农组织重点推介的保健型高级食用油(丛玲美, 2007)。研究表明,植物的大型果实(种子)营养物质非常丰富,是动物重要的食物来源,山茶属植物的果实就属于这种大型果实(Abe *et al*., 2006),因而受到多种动物的捕食,包括扩散前捕食和扩散后捕食。小果油茶扩散前捕食主要是油茶象 *Curculio chinensis*(蔡守平等, 2011; 李志文等, 2014),扩散后捕食有多种啮齿动物(肖治术等, 2003; 程瑾瑞等, 2005; Xiao *et al*., 2013)。

油茶象属鞘翅目(Coleoptera)象甲科(Curculionidae),大多数油茶产区均有分布(徐磊等, 2011)。除小果油茶外,也可危害普通油茶 *Camellia oleifera*、腾冲红花油茶 *Camellia reticulate*、广宁红花油茶 *Camellia semiserrata*、茶 *Camellia sinensis* 和刺锥栗 *Castanopsis hystrix*(张汉鹄和谭济才, 2004; 庄瑞林, 2008; 蔡守平等, 2011; 伍建榕等, 2012; 谢胤, 2012; 赵丹阳等, 2015a)。油茶象危害常导致寄主果实大量脱落(周石涓, 1981),最严重的落果率可达 96.6%(蒋三俊, 2009)。有关象虫属 *Curculio* 昆虫寄生导致果实(种子)提前脱落

的报道已有很多(Oliver and Chapin, 1984; Siscart *et al.*, 1999; Yu *et al.*, 2003; Pulido and Díaz, 2005; Bonal and Muñoz, 2007, 2008),认为这有利于避免营养物质的浪费并促进完好果实的进一步发育,因而可能是寄主植物应对象虫寄生的一种主动防御,但尚无足够资料说明果实提前脱落是由寄主植物主动防御引起还是昆虫幼虫蛀食导致果实发育正常生理活动受阻所致(Yu *et al.*, 2003; Bonal and Muñoz, 2008)。

目前,有关油茶象的研究主要涉及危害程度(蒋三俊, 2009; 伍建榕等, 2012; 谢胤, 2012; 李密等, 2014)、生物学习性(周石涓等, 1981; 徐磊等, 2011; 李志文等, 2015a; 赵丹阳等, 2015b)和生物防治(邓小军等, 2012; 何学友等, 2015a, 2015b)等方面。关于油茶象与寄主果实互作亦有所报道。由于幼虫发育在单个寄主果实内进行,小果实对其发育具限制作用(李志文等, 2014)。油茶象为了应对寄主果实食物资源的限制,具有卵单产和选择大果实产卵的行为适应策略(李志文等, 2015b)。大果实意味着果壳厚度增加(何方和吕芳德, 1985);Toju 和 Sota(2006)认为,随着壳厚增加,*Curculio camelliae* 钻穿 *Camellia japonica* 果壳的概率降低。

本研究于 2013 年在湖南益阳小果油茶林随机选择 34 株样树,对小果油茶、油茶象和啮齿动物三者相互作用进行了调查和分析,目的是明确 :(1)象蛀落果季节动态及啮齿动物捕食的时间格局;(2)象蛀落果大小及幼虫死亡率的时间格局;(3)果实脱落与油茶象幼虫发育的关系;(4)油茶象寄生率与果实特征的关系;(5)啮齿动物取食强度及其与果实特征的关系。通过揭示三者复杂的相互作用,明确寄主植物、啮齿动物对油茶象发生危害的影响,期望为油茶象合理防控及油茶抗虫育种提供理论依据。

1　材料与方法

1.1　研究区概况

调查的小果油茶林位于湖南省益阳市赫山区。该地位于益阳市东南约 5 km 处,地势较为平坦,属亚热带大陆性季风湿润气候,光照充足,雨量充沛。年均气温 16.1 ~16.9℃,日照 1 348 ~1 772 h,降雨量 1 230 ~1 700 mm,无霜期 263 ~276 d。调查林面积约 3 hm^2,树龄为 50 ~60 a,高度为 2.5 ~5.5 m,由于多年未进行人工抚育等管理措施,林内郁闭度较高,林下植被较少,以白茅 *Imperata cylindrica* 为主,间有加拿大蓬 *Erigeron canadensis* 及蕨类(Pteridophyta)植物分布。林缘有酸枣树 *Ziziphus jujube* var. *spinosa* 5 棵。

1.2　落果收集及受害调查

随机选择 34 棵样树,定期收集冠下所有落果。调查时间从 2013 年 6 月 25 日开始(油茶象危害导致落果始,首次调查两周前清扫冠下所有落果),至果实采收止。每隔 1 ~2 周调查一次,共 13 次,收集的落果按样树分装并编号,带回实验室进行观察并统计。样地危害油茶果实的害虫主要是油茶象和蛾类幼虫,前者虫粪粉末状或细短棍状(干燥时),幼虫逃逸后果面具圆形钻出孔;后者只危害裂果,虫粪呈颗粒状,且有细丝相连。除受昆虫寄生外,研究样地油茶果实还遭受啮齿动物的捕食,被捕食的油茶果实仅留少量碎片或具啮噬印痕。根据果实特定部位残留碎片(如柱状体、果柄处或果实端部碎片)推断啮齿动物捕食的油茶果实数量。对收集的油茶落果逐个进行解剖,解剖前用电子卡尺(精确到 0.01 mm)测量果长和果径,对被啮齿动物捕食且能估测果长或果径的果实亦进行测量。根据果实或残留果实内卵、幼虫和虫粪情况判断虫种及啮齿动物捕食情况,并记录卵或幼虫数量及死亡情况。最后用电子卡尺测量果壳厚度(壳厚)。将所得油茶象幼虫单头置入装有 70% 酒精溶液 1.8 mL 冷冻离心管中并编号,然后在显微成像系统(Moticam2306 + Motic Images plus 2.0 ML)下测量头壳宽(精确到 0.0001 mm),按李志文等(2015a)方法判断幼虫虫龄。已逃逸的油茶象幼虫被判为 5 龄。落果的解剖 3 ~4 d 内完成。

1.3　数据分析

本研究中,有关测量指标定义如下:

落果量:果实脱落的总数量;象蛀落果量:由油茶象寄生而导致的落果数量;捕食量:啮齿动物所捕食的果实数量;最大潜在果径:不受病虫害影响正常发育条件下,果径所能达到的最大值,本研究中为果实采收前(2013 年 9 月 24 日)在 34 棵样树上随机采摘的完好果实的果径平均值。壳厚:果壳厚度;象蛀率 =(象蛀落果量/落果量)×100%;捕食率 =(捕食量/落果量)×100%;效费比:油茶象钻穿果壳的收益/投入比,本研究用(果径/2/壳厚)×100% 进行衡量。

采用 SPSS 13.0 和 Origin 9.0 进行数据分析与作图。由于调查间隔期并不完全相同,采用日均落果量和日均受害量(包括日均象蛀落果量和日均捕食量)研究小果油茶落果和受害的时间格局。用线

性回归(linear regression)模型分析象蛀率与果径、壳厚和效费比以及油茶象死亡率与调查日期的相关性;用独立样本 t 检验(independent-samples t test)分析啮齿动物捕食的象蛀落果与非象蛀落果大小的差异性;用 Pearson 相关分析落果量、象蛀落果量、象蛀率、捕食量和捕食率之间的相关性。

2 结果

2.1 小果油茶落果、象蛀落果及啮齿动物捕食的时间格局

每棵样树落果 7 ~ 722 个不等,34 棵样树总共收集落果 6 161 个(表 1)。油茶落果具明显高峰期,即 8 月 16 – 9 月 15 日(图 1: A)。油茶果实(种子)捕食者主要为啮齿动物、油茶象和蛾类,分别占落果量的 24.4%, 15.5% 和 1.3%。蛾类危害始见于 7 月 25 日(表 1),只危害裂果,无明显高峰期(图 1: A)。研究样地 7 月 2 日始见油茶象卵粒,7 月 9 日出现少量低龄幼虫(1 – 2 龄),7 月 17 日出现 3 – 4 龄幼虫,并开始发现死亡个体,此后象蛀果实开始大量脱落,高峰期在 8 月 16 日至 8 月 23 日(图 1: A)。啮齿动物捕食与象蛀落果变化趋势基本一致。蛾类、油茶象及啮齿动物捕食率时间格局无规律性变化(图 1: B)。

表 1 湖南益阳赫山区 34 棵样树冠下(地表)收集的小果油茶落果

Table 1 Number of dropped *Camellia meiocarpa* fruits collected under canopy of 34 sample trees in Heshan District, Yiyang City, Hunan Province

调查日期 (年-月-日) Survey date (Year-month-day)	落果受害归类 Damage classification of dropped fruits						
	啮齿动物 Rodents	蛾类 Moths	油茶象 *Curculio chinensis*	油茶象和啮齿动物 *C. chinensis* and rodents	油茶象和蛾类 *C. chinensis* and moths	其他* Others	小计 Subtotal
2013-06-25	21					60	81
2013-07-02	18		2			71	91
2013-07-09	9		11			26	46
2013-07-17	13		13			131	157
2013-07-25	74	3	31		1	104	213
2013-08-01	130	1	55			288	474
2013-08-08	87	5	79		1	313	485
2013-08-16	119	6	82	40	2	273	522
2013-08-23	354	16	142	54		691	1 257
2013-09-08	306	11	110	84		765	1 276
2013-09-15	93	25	78	33	4	612	845
2013-09-24	16	1	51	7	1	241	317
2013-10-02	36	2	60	11	1	287	397
合计 Total	1 276	70	714	229	10	3 862	6 161

* 炭疽病、软腐病、生理因素及机械损伤导致的落果 Fruit drop caused by *Glomerella cingulata*, *Myrothecium camelliae*, physiological factors and mechanical damage.

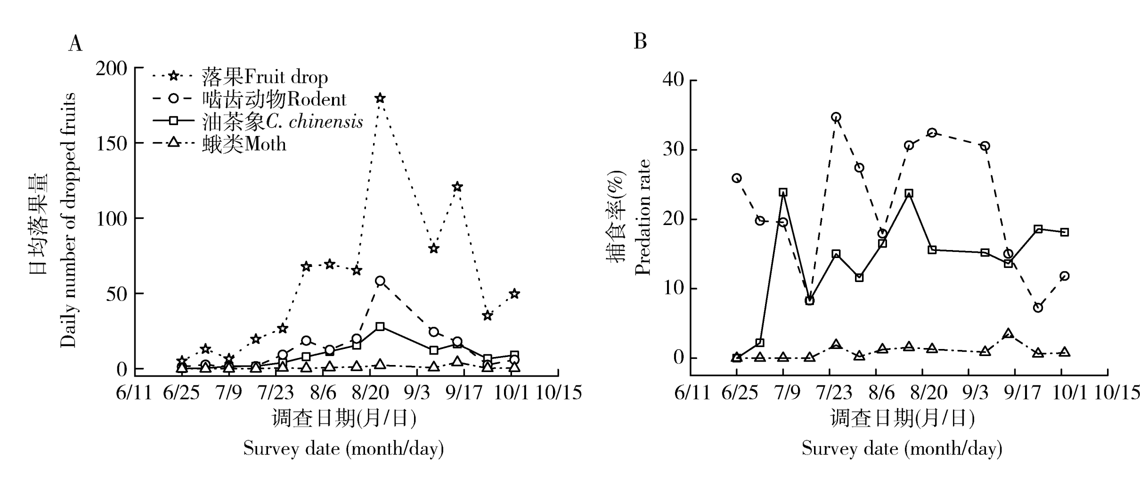


图 1 小果油茶落果(A)及果实捕食(B)时间格局

Fig. 1 Temporal patterns of fruit drop (A) and fruit predation (B) of *Camellia meiocarpa*

724 个象蛀落果中（不包括啮齿动物捕食的 229 个果实），199 个果实幼虫已逃逸（果面具钻出孔或裂果中 1 ~ 3 粒种子被蛀空），判为一果 1 头，均为 5 龄，余得油茶象卵 21 粒，幼虫 527 头，合计油茶象幼体 747 个，其频次分布如图 2 所示，卵与 1 - 2 龄幼虫所占比例均低于 5%，3 龄幼虫占 5.6%，4 - 5 龄幼虫所占比例极高，达 85.5%。

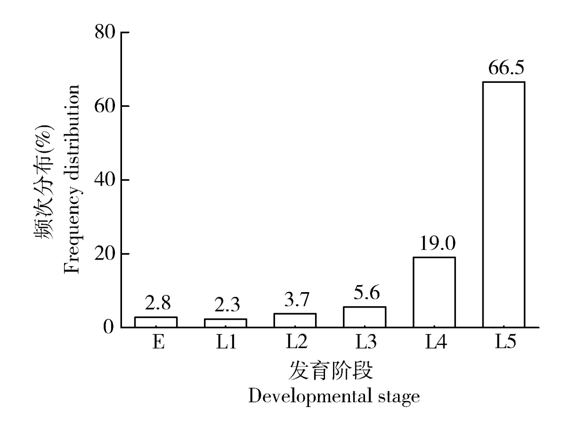


图 2　小果油茶落果中油茶象卵和幼虫的分布格局

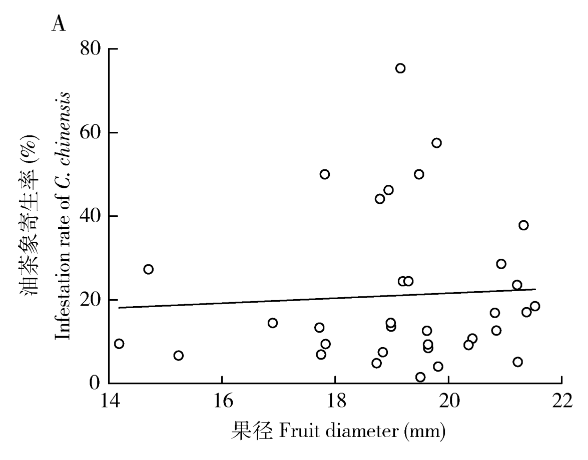
Fig. 2　Distribution pattern of eggs and larvae of *Curculio chinensis* in fruit drop of *Camellia meiocarpa*

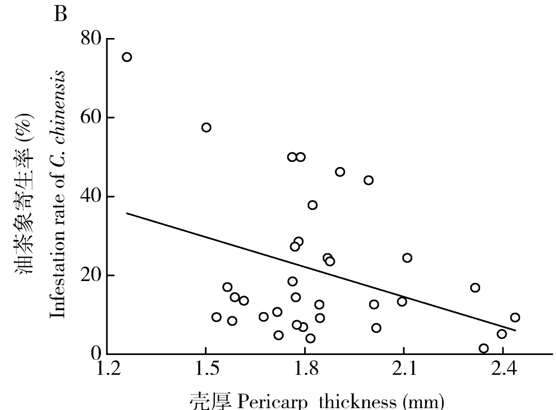
E：卵 Egg；L1：1 龄幼虫 1st instar larva；L2：2 龄幼虫 2nd instar larva；L3：3 龄幼虫 3rd instar larva；L4：4 龄幼虫 4th instar larva；L5：5 龄幼虫 5th instar larva.

2.2　油茶象寄生与小果油茶果实特征的关系

油茶象寄生率在样树间变化极大，范围为 1.5% ~75.3%。以样树为单位，小果油茶果径在 14.18 ± 0.23 mm（平均值 ± 标准误，下同）至 21.53 ± 0.44 mm 之间变化，壳厚范围为 1.26 ± 0.03 mm ~ 2.44 ± 0.05 mm，效费比 3.93 ± 0.14 ~ 7.91 ± 0.21。线性回归模型表明（图 3，表 2），寄生率与果径无相关性（$P = 0.731$），与壳厚呈显著线性负相关（$P = 0.031$），与效费比呈显著线性正相关（$P = 0.022$）。油茶象寄生率与效费比的拟合优度（$R^2 = 0.153$）大于与壳厚的拟合优度（$R^2 = 0.137$）。

7 月 17 日始见 3 - 4 龄幼虫蛀食引起落果。象蛀果实脱落越早，其发育至潜在果实大小的程度越低（图 4）。早期落果幼虫死亡率高达 28.6%，此后呈下降趋势，油茶象幼虫死亡率与调查日期呈极显著线性负相关（$R^2 = 0.603$，$F = 12.154$，$P = 0.008$）（图 5）。





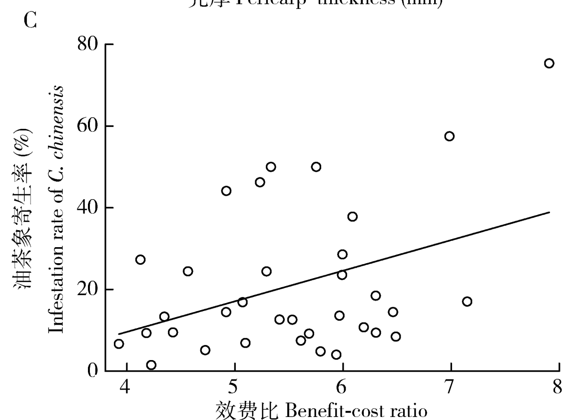


图 3　油茶象寄生率与果径（A）、壳厚（B）及效费比（C）的关系

Fig. 3　Correlation between the infestation rate of *Curculio chinensis* and fruit diameter (A), pericarp thickness (B) and benefit-cost ratio (C)

表 2　油茶象寄生率与小果油茶果径、壳厚及效费比线性拟合效果比较

Table 2　Comparison of linear fitting effect between the infestation rate of *Curculio chinensis* and the fruit diameter, pericarp thickness and benefit-cost ratio of *Camellia meiocarpa*

危害特征 (y) Damage characteristics	果实特征 (x) Fruit traits	样本大小 Sample size	参数估计 Parameter estimate		拟合效果 Fitting effect		
			a	b	R^2	F	P
寄生率 Infestation rate	果径 Fruit diameter	34	0.5972	9.6206	0.004	0.121	0.731
	壳厚 Pericarp thickness	34	-25.2268	67.5449	0.137	5.092	0.031
	效费比 Benefit-cost ratio	34	7.4912	-20.3608	0.153	5.782	0.022

方程模型 Equation model：$y = ax + b$.

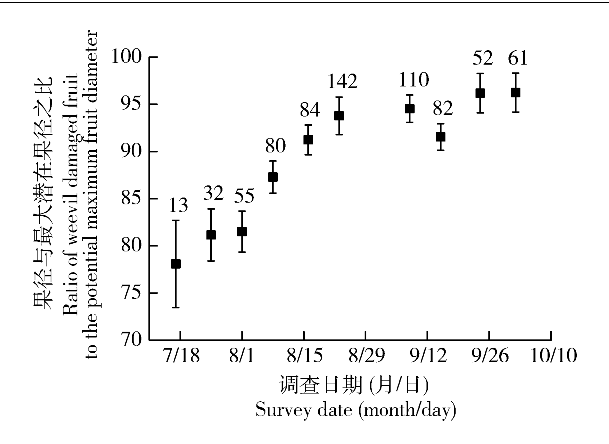


图 4 象蛀落果发育限制与调查日期的关系

Fig. 4 Relationship between the developmental suppression of fruit drop infested by *Curculio chinensis* and the survey date

图中数值为平均值 ± 标准误;最大潜在果径为果实采收前(9 月 24 日)34 棵样树随机采摘的完好果实果径平均值;误差棒上数字示样本大小。Data in the figure are mean ± *SE*. The potential maximum fruit diameter was the mean diameter of the sound fruits picked randomly from 34 sample trees before the fruit harvest (September 24). The numerals above the error bars indicate sample sizes.

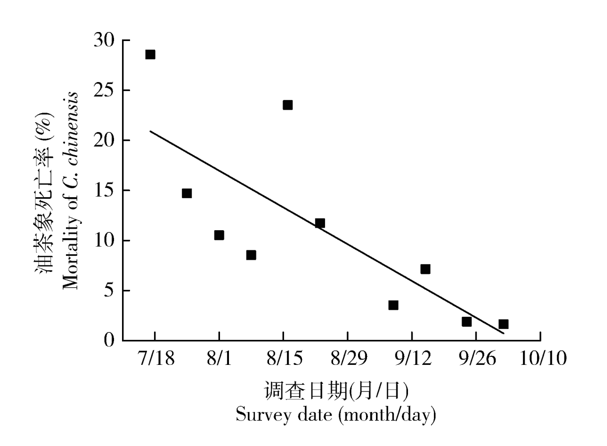


图 5 油茶象死亡率与调查日期的关系

Fig. 5 Relationship between the mortality of *Curculio chinensis* and the survey date

2.3 啮齿动物对小果油茶的捕食作用

啮齿动物对小果油茶的捕食贯穿整个落果季节,捕食量与落果量和象蛀落果量时间动态基本一致(图 1: A),线性回归分析均呈极显著线性正相关($r = 0.925$, $F = 64.720$, $P < 0.0001$; $r = 0.914$, $F = 55.514$, $P < 0.0001$)。空间上(34 棵样树间),落果量 7 ~ 722 个不等,啮齿动物捕食量在 0 ~ 396 个之间变化,捕食率范围 0 ~ 64.7%。表 3 表明,啮齿动物捕食量和捕食率与落果量相关极显著,与象蛀落果量相关亦极显著,但与象蛀率无相关性。

表 3 啮齿动物捕食的 34 棵小果油茶样树落果受害特征变量相关分析

Table 3 Correlation analysis of damage variables of dropped fruits from 34 *Camellia meiocarpa* trees preyed by rodents

		落果量 Fruit drop	象蛀落果 Weevil infested fruit drop	象蛀率 Weevil infestation rate	捕食量 Fruit drop preyed	捕食率 Predation rate
落果量	r	–				
Fruit drop	P	–				
象蛀落果	r	0.435 *	–			
Weevil infested fruit drop	P	0.01	–			
象蛀率	r	−0.327	0.473 **	–		
Weevil infestation rate	P	0.059	0.005	–		
捕食量	r	0.740 **	0.516 **	−0.116	–	
Fruit drop preyed	P	0.000	0.002	0.513	–	
捕食率	r	0.458 **	0.497 **	−0.005	0.794 **	–
Predation rate	P	0.006	0.003	0.978	0.000	–

* 0.05 水平相关显著(两尾)Correlation is significant at the 0.05 level (2-tailed); ** 0.01 水平相关显著(两尾)Correlation is significant at the 0.01 level (2-tailed).

啮齿动物对象蛀果实的捕食始见于 8 月 16 日(表 1)。953 个象蛀落果中,229 个被捕食,象蛀落果被捕食的概率为 24.0%。啮齿动物捕食的 1 505 个果实中,1 157 个较小果实被啮噬殆尽,残留碎片小,不能用于果实大小(果长或果径)的测量(占 76.9%)。非象蛀果实中,只有少量较大果实的残存碎片,尚能用于果实大小的测量。被啮噬的象蛀落果较完整,受害面积小,对其进行解剖表明,含油茶象虫粪的种子多破损(被啮齿动物损害),不被油茶象幼虫蛀食的种子多完好,基本不被啮齿动物啮噬。在尚能测量大小的啮噬果实中,象蛀果实无论果长还是果径均极显著大于非象蛀果实($P < 0.0001$)(图 6)。

3 结论与讨论

3.1 象蛀果实脱落的基本原因

研究表明,植物能够感知局部组织的微小损坏(Kessler and Baldwin, 2002; Schultz and Appel, 2004),通过激活某些基因表现出诱导抗性(Orozco-

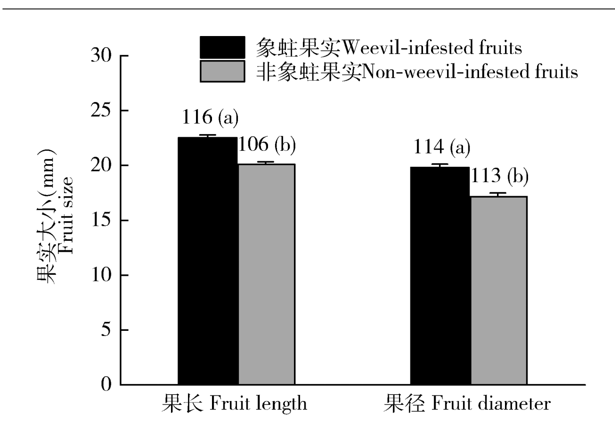


图 6　啮齿动物捕食的象蛀果与非象蛀果大小比较
Fig. 6　Comparison of fruit size between weevil-infested and non-weevil-infested fruits preyed by rodents
图中数值为平均值 ± 标准误；误差棒上数字示样本大小；不同字母示果实大小差异显著（*t* 检验，$P < 0.001$）。Data in the figure are mean ± *SE*. The numerals above the error bars indicate sample sizes. Different letters indicate significant difference of fruit size (*t*-test, $P < 0.001$).

Cardenas and Ryan, 2003；Kessler *et al*., 2004）。有学者认为，果实或种子提前脱落是植物应对内寄生昆虫危害的主动防御，但目前缺少详细的数据支持（Yu *et al*., 2003；Bonal and Muñoz, 2008），因为很难分清果实脱落是植物的主动防御还是由于昆虫蛀食导致其正常生理活动受阻所致。本研究结果表明，象蛀落果中 4 – 5 龄高龄幼虫所占比例高达 85.5%，卵和低龄幼虫所占比例较低，且未排除病害及机械损伤的作用。新鲜落果幼虫逃逸实验表明，油茶象幼虫脱果主要集中在落果收集后前 8 d，累计百分率达 84.8%（李志文等，2014），与本研究结果一致。一般情况下，随着昆虫虫龄增加，取食量倍增。果实解剖表明，油茶象 1 – 2 龄幼虫对种子的蛀食量较少，常小于 20%，3 龄幼虫很少蛀空 1 粒种子，常小于 50%，而 4 – 5 龄高龄幼虫则常蛀空 1 ~ 3 粒种子。这说明油茶果实脱落与其种子蛀食情况密切相关，受害水平上难以支持主动防御假说。落果时间上，自然条件下油茶象卵期 10 ~ 15 d（周石涓，1981），各龄幼虫历期 3 ~ 5 d，由此推算雌虫产卵到落果需时 19 d 以上，亦难以支持主动防御假说。因此，油茶象蛀空种子引起果实正常生理活动受阻可能是导致寄主果实脱落的根本原因。

3.2　油茶象产卵与小果油茶果实特征的关系

山茶属植物果实特征主要包括果实大小、壳厚、果实颜色和果实形状等（何方和吕芳德，1985）。其中果实大小、壳厚与昆虫寄生的关系较为密切（Hughes and Vogle, 2004；Toju and Sota, 2006；何立红等，2014；李志文等，2015b）。产卵高峰期调查和雌虫果实大小选择性试验表明，油茶象亲代雌虫偏好选择大果实产卵（李志文等，2015b），因为这有利于增加后代幼虫体质量，进而提高其适合度（李志文等，2014）。本次调查结果表明，寄生率与果径不相关（$P = 0.731$），这可能有两个方面的原因，一是油茶象对寄主果实大小的选择作用，不一定在树水平表现出来；二是昆虫寄生对果实发育具限制作用（图 4），受害时间、程度不同的植株，果实受限水平并不完全相同。研究表明，栗实象 *Curculio davidi* 幼虫取食率与母树采集的锥栗 *Castanopsis chinensis* 种子大小呈线性正相关，而与地表收集的种子大小呈现抛物线变化（彭闪江和徐国良，2005）。寄生率与壳厚呈显著线性负相关（$P = 0.031$），说明油茶象趋向选择壳薄果实，与前人观点一致。Toju 和 Sota（2006）认为，喙长和壳厚是 *Curculio camelliae* 和 *Camellia japonica* 对抗性协同进化过程中攻防双方的主装备，随着壳厚增加，*Curculio camelliae* 钻穿 *Camellia japonica* 果壳的概率降低。油茶果实大小与壳厚呈正相关（何方和吕芳德，1985），二者的选择压力并非一致。面对矛盾的选择压力，油茶象在两者间可能存在某种程度的权衡。最优觅食理论（Charnov, 1976）认为，捕食者喜食具有最大净回报率的果实或种子。图 3（C）表明，油茶象寄生率与效费比显著线性正相关（$P = 0.022$），支持最优觅食理论。油茶象选择大果实有利于提高后代幼虫适合度（李志文等，2014；李志文等，2015b），然而大果实意味壳厚增加，这不仅消耗亲代雌虫较多的体力，更重要的是增加了钻果时间，不利于“卵单产”的油茶象亲代雌虫提高产卵效率，使其在有限产卵季节产更多的卵，提高繁殖力。从这种意义上说，壳厚是衡量油茶象亲代雌虫繁殖力的重要指标。油茶象对果实大小和壳厚的权衡本质上是对亲代雌虫繁殖力和后代幼虫适合度的权衡。

3.3　产卵日期对寄主果实发育及后代幼虫适合度的影响

油茶象幼虫发育到 4 – 5 龄幼虫才开始导致寄主果实脱落（图 2）。果实脱落的时间序列基本反映了产卵日期的先后顺序。雌虫产卵于幼果，产卵期正值果实大小迅速生长期。产卵时间越早，可供选择的寄主果实发育程度越低，生长发育受限越重（图 4）。由于油茶象幼虫整个发育期都在单个寄主果实内进行，果实大小决定了营养物质的多寡，小果

实育出的幼虫体质量较轻，一旦小于最小果实阈值则不能正常育出油茶象幼虫（李志文等，2014）。本实验结果表明，油茶象幼虫死亡率与调查日期呈极显著线性负相关（$P = 0.008$）（图 5），说明亲代雌虫产卵日期越早，寄主果实发育受限越重，最终影响到后代幼虫体质量与存活率，导致后代适合度降低。

3.4 啮齿动物对油茶小果实和象蛀大果实的捕食机理及生态后果

啮齿动物具搬运和贮藏种子的习性。在 6 种林木种子中，油茶是小泡巨鼠 *Leopoldamys edwardsi* 较为喜好的种子，每次供给 10 个油茶种子，平均啃食 7.91 ± 2.88 个，埋藏 0.73 ± 1.49 个（肖治术等，2003），埋藏量仅为啃食量的 9.2%。本研究中尽管未调查啮齿动物对油茶果实的搬运、贮藏情况，但粗略估计，其贮藏量不超过落果量的 5%（啮齿动物取食量占总落果量的 24.4% × 埋藏量占啃食量的 9.2% = 2.2%），因此研究结果仍能反映落果基本情况。

有关啮齿动物对果实大小的选择性存在争论。很多调查表明啮齿动物偏好取食大果实或种子（Mittelbach and Gross，1984；Adler，1995；Boman and Casper，1995），因为大果实具有更高的回报率（Harper *et al*.，1970；Charnov，1976）。但也存在相反的例子，Blate 等（1998）认为，种子大小、种壳硬度和厚度与种子捕食率成反比。此外，捕食者身体大小、力量和口器类型不同，导致处理种子的能力亦不相同（李宏俊和张知彬，2001）。本研究中，啮齿动物偏好选择油茶小果实捕食，对小果实的捕食量占总捕食量的 76.9%。对油茶小果实的捕食作用更彻底，小果实中种子被啮噬殆尽，仅留小量果壳碎片，较大果实种子存留较多。这可能与油茶果壳较硬，大果实相对啮齿动物口器较大，小果实更容易处理有关。

动物选择吃什么或贮藏什么对其生存和繁殖成功至关重要（Smith and Reichman，1984），因此，啮齿动物对其生境内所提供的多种食物应有一定的选择性，以确保获得最优的食物和能量供应（肖治术等，2003）。本研究中，啮齿动物捕食的象蛀落果显著大于非象蛀落果（图 6），说明当果实中含有油茶象幼虫时，即使是捕食难度更大的大果实，啮齿动物也表现出偏好选择性。进一步观察表明，含象虫的大果实，象蛀种子皆破损（即被啮齿动物危害），留下大量虫粪，非象蛀种子则几乎不被啮噬。这说明啮齿动物对象蛀大果实的选择是以捕食其内的象虫为目的的，且能精确探测并定位油茶象幼虫。从油茶种子营养成分看，粗蛋白、粗脂肪和粗淀粉含量分别占 10.91%，51.79% 和 11.74%（肖治术等，2003），很显然，有选择性地捕食油茶象幼虫，对于改善啮齿动物营养结构，增加其生存和繁殖机会具有重要的意义。为何捕食油茶象幼虫时不连果内完好种子一起捕食？这可能与象蛀果实相对较少，象虫存留时间有限〔据李志文等（2014）研究，落果收集后油茶象幼虫逃逸数量逐天递减，前 8 d 累计百分率达 84.8%〕，啮齿动物须确保最优的食物和能量供应有关。

本研究中，啮齿动物能精确探测并定位油茶象幼虫，对象蛀落果的捕食率高达 24.0%。在油茶象危害最严重的 24 号样树上（象蛀率 75.3%），还观察到 2 个象蛀果实碎片，说明啮齿动物尚能上树捕食油茶象幼虫，因此是油茶象一种极为重要的自然控制因子。至于是否上树捕食完好油茶果实则尚不确定。从时间格局上看，啮齿动物对果实的捕食量变化非常大（图 1），且与落果量极显著线性正相关（$P < 0.0001$），说明其捕食主要以地表落果为主。即使有上树捕食完好果实的行为，亦属小概率事件，因为这不仅减少其回报率，还增加其被捕食风险，因此啮齿动物捕食对油茶产量的影响非常有限，特别是在地表存在大量落果的情况下。

参考文献（References）

Abe H, Matsuki R, Ueno S, Nashimoto M, Hasegawa M, 2006. Dispersal of *Camellia japonica* seeds by *Apodemus speciosus* revealed by maternity analysis of plants and behavioral observation of animal vectors. *Ecol. Res.*, 21: 732 – 740.

Adler GH, 1995. Fruit and seed exploitation by Central American spiny rats, *Proechimys semispinosus*. *Stud. Neotrop. Fauna Environ.*, 30(4): 237 – 244.

Blate GM, Peart DR, Leighton M, 1998. Post-dispersal predation on isolated seeds: a comparative study of 40 tree species in a Southeast Asian rainforest. *Oikos*, 82(3): 522 – 538.

Boman JS, Casper BB, 1995. Differential postdispersal seed predation in disturbed and intact temperate forest. *Am. Midl. Nat.*, 134(1): 107 – 116.

Bonal R, Muñoz A, 2007. Multitrophic effects of ungulate intraguild predation on acorn weevils. *Oecologia*, 152(3): 533 – 540.

Bonal R, Muñoz A, 2008. Seed growth suppression constrains the growth of seed parasites: premature acorn abscission reduces *Curculio elephas* larval size. *Ecol. Entomol.*, 33(1): 31 – 36.

Cai SP, He XY, Li ZZ, Xiong Y, Huang JS, Zhou SY, 2011. Study on damage of *Curculio chinensis* on *Camellia oleifera* fruit. *J. Fujian Forest. Sci. Tech.*, 38(2): 14 – 16. [蔡守平，何学友，李志真，

熊瑜，黄金水，周世炎，2011. 油茶象危害油茶果实的初步研究. 福建林业科技，38(2)：14－16]

Charnov EJ，1976. Optimal foraging：the marginal value theorem. *Theor. Popul. Biol.*，9(2)：129－136.

Cheng JR，Zhang ZB，Xiao ZS，2005. Analysis of the effect of a conspecific competitor on the caching of oil tea seeds by Edward's rats. *Acta Theriologica Sinica*，25(2)：143－149.［程瑾瑞，张知彬，肖治术，2005. 同种竞争压力对小泡巨鼠贮藏油茶种子行为的作用分析. 兽类学报，25(2)：143－149]

Cong LM，2007. The Study on the Changes of Main Quality Indexes of Oil-tea Camellia Seed Oil in the Quality Control Process. MSc Thesis，Chinese Academy of Forestry Science，Beijing.［丛玲美，2007. 茶油品质控制过程中主要质量指标变化规律的研究. 北京：中国林业科学研究院硕士学位论文]

Deng XJ，Zhou GY，Liu JA，Wu Y，Bu TT，Zhao Y，Li SL，2012. Mutation breeding of a high virulence *Beauveria bassaana* strain by N^{+} implantation and its virulence against the pests of *Camellia oleifera*. *Chinese Journal of Biological Control*，28(3)：341－347.［邓小军，周国英，刘君昂，吴毅，布婷婷，赵莹，李石磊，2012. N^{+}注入选育高毒力球孢白僵菌菌株及对 3 种油茶害虫的毒力测定. 中国生物防治学报，28(3)：341－347]

Harper JL，Lovell PH，More KG，1970. The shapes and sizes of seeds. *Annu. Rev. Ecol. Syst.*，1：327－356.

He F，Lü FD，1985. The classification of *Camellia* species in Hunan and the study of its classic types. *Nonwood Forest Research*，3(1)：1－26.［何方，吕芳德，1985. 湖南油茶品种分类及优良类型的研究. 经济林研究，3(1)：1－26]

He LH，Li ZW，Liu JJ，Si JY，Zeng AP，2014. Correlation between damage of *Curculio chinensis* and fruit traits of *Camellia meiocarpa*. *Scientia Silvae Sinicae*，50(12)：151－155.［何立红，李志文，刘劲军，司嘉怡，曾爱平，2014. 油茶象危害与小果油茶果实特征的相关性. 林业科学，50(12)：151－155]

He XY，Cai SP，Du YF，Chen DL，Huang JS，Li KQ，2015a. Screening of *Metarhizium anisopliae* strain with high virulence against larvae of *Curculio chinensis* (Coleoptera：Curculionidae). *Scientia Silvae Sinicae*，51(8)：52－59.［何学友，蔡守平，杜月飞，陈德兰，黄金水，李孔泉，2015a. 感染油茶象幼虫的高致病力金龟子绿僵菌菌株筛选. 林业科学，51(8)：52－59]

He XY，Cai SP，Zhan ZR，Zeng LQ，Han GY，Lin YS，2015b. Study on sustainable control of *Curculio chinensis* larvae by *Metarhizium anisopliae* in field. *J. Fujian Forest. Sci. Tech.*，42(4)：18－22.［何学友，蔡守平，詹祖仁，曾丽琼，韩国勇，林延生，2015b. 绿僵菌对油茶象幼虫林间控制效果. 福建林业科技，42(4)：18－22]

Hughes J，Vogler AP，2004. Ecomorphological adaptation of acorn weevils to their oviposition site. *Evolution*，58(9)：1971－1983.

Jiang SJ，2009. Control of the camellia weevil. *Special Economic Animal and Plant*，12(8)：54.［蒋三俊，2009. 油茶象鼻虫的防治. 特种经济动植物，12(8)：54]

Kessler A，Baldwin IT，2002. Plant responses to insect herbivory：the emerging molecular analysis. *Annu. Rev. Plant Biol.*，53：299－328.

Kessler A，Halitschke R，Baldwin IT，2004. Silencing the jasmonate cascade：induced plant defenses and insect populations. *Science*，305：665－668.

Li HJ，Zhang ZB，2001. Relationship between animals and plant regeneration by seed Ⅱ. Seed predation，dispersal and burial by animals and relationship between animals and seeding establishment. *Biodiversity Science*，9(1)：25－37.［李宏俊，张知彬，2001. 动物与植物种子更新的关系Ⅱ. 动物对种子的捕食、扩散、贮藏及与幼苗建成的关系. 生物多样性，9(1)：25－37]

Li M，Zhou G，Peng ZG，He Z，Xia YG，Yan XW，Liu YJ，2014. The risk and classification analysis of oil-tea pests in Hunan. *Chinese Agricultural Science Bulletin*，30(19)：277－283.［李密，周刚，彭争光，何振，夏永刚，颜学武，刘跃进，2014. 湖南油茶害虫风险性评估及危险性等级划分. 中国农学通报，30(19)：277－283]

Li ZW，He LH，Ma L，Xia J，Zeng AP，2014. Influence of fruit size of *Camellia meiocarpa* on growth of oil tea weevil，*Curculio chinensis* (Coleoptera：Curculionidae). *Chinese Journal of Applied Ecology*，25(12)：3580－3586.［李志文，何立红，马玲，夏姣，曾爱平，2014. 果实大小对油茶象幼虫生长的影响. 应用生态学报，25(12)：3580－3586]

Li ZW，He LH，Xia J，Ma L，Zeng AP，2015a. Determination of larval instars of the camellia weevil，*Curculio chinensis* (Coleoptera：Curculionidae). *Acta Entomol. Sin.*，58(2)：181－189.［李志文，何立红，夏姣，马玲，曾爱平，2015a. 油茶象幼虫虫龄的划分. 昆虫学报，58(2)：181－189]

Li ZW，He LH，Yang LJ，He B，Zeng AP，2015b. Oviposition strategy of the camellia weevil，*Curculio chinensis* (Coleoptera：Curculionidae)，on oil tea (*Camellia meiocarpa*). *Acta Entomol. Sin.*，58(9)：981－988.［李志文，何立红，杨柳君，何彬，曾爱平，2015b. 小果油茶上油茶象的产卵策略. 昆虫学报，58(9)：981－988]

Mittelbach GG，Gross KL，1984. Experimental studies of seed predation in old fields. *Oecologia*，65(1)：7－13.

Oliver AD，Chapin JB，1984. *Curculio fulvus* (Coleoptera，Curculionidae) and its effects on acorns of live oaks，*Quercus virginiana* Miller. *Environ. Entomol.*，13：1507－1510.

Orozco-Cardenas ML，Ryan CA，2003. Polygalacturonase beta subunit antisense gene expression in tomato plants leads to a progressive enhanced wound response and necrosis in leaves and abscission of developing flowers. *Plant Physiol.*，133(1)：693－701.

Peng SJ，Xu GL，2005. Seed traits of *Castanopsis chinensis* and its effects on seed predation patterns in Dinghushan Biosphere Reserve. *Ecology and Environment*，14(4)：493－497.［彭闪江，徐国良，2005. 鼎湖山锥栗种子特征及其对动物取食格局的影响. 生态环境，14(4)：493－497]

Pulido FJ，Díaz M，2005. Regeneration of a Mediterranean oak：a whole-cycle approach. *Ecoscience*，12(1)：92－102.

Schultz JC，Appel HM，2004. Cross-kingdom cross-talk：hormones shared by plants and their insect herbivores. *Ecology*，85(1)：70－77.

Siscart D，Diego V，Lloret F，1999. Acorn ecology. In：Rodà F，Gracia

C, Retana J, Bellot J eds. Ecology of Mediterranean Evergreen Oak Forests. Springer-Verlag, Heidelberg, Germany. 75 –87.

Smith CC, Reichman OJ, 1984. The evolution of food caching by birds and mammals. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 15: 329 –351.

Toju H, Sota T, 2006. Imbalance of predator and prey armament: geographic clines in phenotypic interface and natural selection. *Am. Nat.*, 167(1): 105 –117.

Wu JR, Mu LJ, Lin M, Yang GF, Fu W, Duan CB, 2012. Investigation on the diseases and pest insects in *Camellia reticulata* f. *simpex* Sealy in western Yunnan Province. *Forest Pest and Disease*, 31(1): 22 –26. [伍建榕, 穆丽娇, 林梅, 杨光富, 付文, 段成波, 2012. 滇西地区红花油茶主要病虫害种类调查. 中国森林病虫, 31(1): 22 –26]

Xiao ZS, Zhang ZB, Krebs CJ, 2013. Long-term seed survival and dispersal dynamics in a rodent-dispersed tree: testing the predator satiation hypothesis and the predator dispersal hypothesis. *J. Ecol.*, 101(5): 1256 –1264.

Xiao ZS, Zhang ZB, Wang YS, 2003. Observations on tree seed selection and caching by Edward's long-tailed rat (*Leopoldamys edwardsi*). *Acta Theriologica Sinica*, 23(3): 208 –213. [肖治术, 张知彬, 王玉山, 2003. 小泡巨鼠对森林种子选择和贮藏的观察. 兽类学报, 23(3): 208 –213]

Xie Y, 2012. Investigation on pests, parasitic plants of *Camellia* old trees and its protection recommendations. *Forest Inventory and Planning*, 37(6): 77 –80. [谢胤, 2012. 腾冲红花油茶古树病虫、寄生植物危害调查及保护建议. 林业调查规划, 37(6): 77 –80]

Xie YQ, 2015. Flower characteristics and stigma receptivity of *Camellia oleifera* and *Camellia meiocarpa*. *Journal of Forest and Environment*, 35(3): 249 –254. [谢一青, 2015. 普通油茶和小果油茶花性状及柱头可授性. 森林与环境学报, 35(3): 249 –254]

Xie YQ, Yao XH, Li ZZ, Huang Y, 2014. Analysis of genetic difference and relationship of *Camellia meiocarpa* native varieties by morphology and AFLP markers. *Forest Research*, 27(2): 201 –207. [谢一青, 姚小华, 李志真, 黄勇, 2014. 小果油茶农家品种间遗传差异及亲缘关系分析. 林业科学研究, 27(2): 201 –207]

Xu L, Pan YZ, Huang YY, 2011. Predicting the potential geographical distribution of *Curculio chinensis* Cheveolat. *J. Fujian Forest. Sci. Tech.*, 38(4): 55 –58. [徐磊, 潘涌智, 黄阳洋, 2011. 油茶象的潜在分布区预测. 福建林业科技, 38(4): 55 –58]

Yu XD, Zhou HZ, Luo TH, 2003. Spatial and temporal variations in insect-infested acorn fall in a *Quercus liaotungensis* forest in North China. *Ecol. Res.*, 18: 155 –164.

Zhang HH, Tan JC, 2004. Chinese Tea Pests and Their Pollution-free Management. Anhui Science and Technology Publishing House, Hefei. 389 pp. [张汉鹄, 谭济才, 2004. 中国茶树害虫及其无公害治理. 合肥: 安徽科学技术出版社. 389 页]

Zhao DY, Qin CS, Xu JZ, Liao FY, Jie YZ, 2015a. Relative preferences of *Curculio chinensis* adults for different varieties of tea-oil trees. *Chinese Agricultural Science Bulletin*, 31(17): 100 –104. [赵丹阳, 秦长生, 徐金柱, 廖仿炎, 揭育泽, 2015a. 油茶象甲成虫对油茶寄主选择性研究. 中国农学通报, 31(17): 100 –104]

Zhao DY, Qin CS, Xu JZ, Liao FY, Jie YZ, Pan ZP, 2015b. Study on the morphological and biological characteristics of *Curculio chinensis*. *Journal of Environmental Entomology*, 37(3): 681 –684. [赵丹阳, 秦长生, 徐金柱, 廖仿炎, 揭育泽, 潘志萍, 2015b. 油茶象甲形态特征及生物学特性研究. 环境昆虫学报, 37(3): 681 –684]

Zhou CF, 2013. Changes of Ingredients and Genes Expression of Lipid Metabolism Associated with Seeds Development of *Camellia oleifera* Abel. PhD Dissertation, Chinese Academy of Forestry Science, Beijing. [周长富, 2013. 油茶种子发育过程组分及脂类代谢相关基因表达变化研究. 北京: 中国林业科学研究院博士学位论文]

Zhou SJ, 1981. Biology and control of camellia weevil *Curculo chinensis* Chevrolat. *Acta Entomol. Sin.*, 24(1): 48 –52. [周石涓, 1981. 油茶象的生物学及其防治. 昆虫学报, 24(1): 48 –52]

Zhuang RL, 2008. Oil-tea Camellia of China. 2nd ed. China Forestry Press, Beijing. 366 pp. [庄瑞林, 2008. 中国油茶(第 2 版). 北京: 中国林业出版社. 366 页]

(责任编辑: 赵利辉)